

前川文夫*: 南阿泥盆紀の化石 *Palaeostigma* に
螺旋階段葉序を発見

Fumio MAEKAWA*: Spiro-scalate phyllotaxis, newly discovered
in Devonian *Palaeostigma* from South Africa

最近 Plumstead 教授は南アフリカのケープ層群から発見された泥盆紀の化石植物の再検討と綜説を發表された²⁾。古生マツバラン類 (Psilopsida), ヒカゲノカズラ類 (広義の, すなわち Lycopsidea), トクサ類 (Sphenopsida) その他の管束植物に加えて, 藻類ことに奇妙な *Spirophyton* 類などを詳述した。甚だ興味ある貴重なデータであるが, その中で葉序進化の観点からみて, まことに注目すべきものがあり, 同博士の見解と異なる見解を私はとるものであるので, その二三を論評したいと思う。

ケープ層群というのは, 南アフリカ連邦の南部に東西に, 主としてケプトウンから東の Port Elizabeth 附近までに広く横たわっている泥盆紀の地層である。その中から, *Drepanophycus schwarzi* Plumstead, *Drepanophycus kowiense* Plumstead, *Leptophloeum australe* (McCoy) Walton (もと *Lepidodendron albanense* Schwartz), *Haplostigma irregulare* (Schwartz) Seward, *Protolpidodendron eximium* Frenguelli などの葉の印痕の明瞭な化石が発見されている。いずれも莖の表面に三角状或は円形, 或は卵形の葉痕が見事に並んでいるが, それらに対してほとんど全部に spiral に排列とされている。なるほど明らかな斜列走行線が見える。それは右上りにも左下りにも存在するのでその限りでは spiral の排列ということは否定はできない。しかしよくみれば, そのほかに縦列もまたよく見え, それを考慮するならば前後左右の各四葉は横長の四つ目菱の排列となっていることが見えてくる。しかもこの四つ目菱は明らかに莖に直交する方向に, その両端を夫々となりの四つ目菱の角に位置する一員としながら, 順々に莖をとり巻く方向へぐりりとまいていのである。これはどういうことであろうか。

外国の無名戦士の墓の写真をごらんになった方はお気づきのことであろうが, 縦にも横にも見事に並んでいる十字架であるはずのが, 写真の撮影地点を中心として恰も太陽から放射状に後光がさしているかのように, 斜めの放射線をなして排列して見えるのである。これは正に見えるのであって, はじめからそう排列したものではない。上に触れた葉の排列も亦これと同巧異曲であって, 本来は10葉前後の輪生葉が節毎に交互の法則で互い違いになりながら, 規則正しく排列をしているのである。即ち多数葉の輪生葉序が成立しているとみることができ, しかもほとんどの属にこれが見られることは泥盆紀

* 東京大学理学部植物学教室。Department of Botany, Faculty of Science, University of Tokyo.

のヒカゲノカズラ類（広義の）では、最初不規則に生じたであろう初期互生が発生にあたってリズムを生じて第二段階の輪生にまで整頓されたことがわかる。これは興味ある事実である。ただ交互性については上の理解ではそれがすでに獲得されたものとしたが、きわめてせまい角度を以てする螺旋階段葉序であるとみなすこともまたできる。むしろ上下に全く各葉ともに重なり合う輪生の段階から、もう次の段階に入ったとする方が葉序の進化としては一層理解し易くなる。この形態学的進化を示すと次のようになる。

第一段階	第二段階	第三段階
初期互生（不規則）	初期輪生（前後の輪の葉は重なる）	輪生の螺旋階段葉序（前後の輪の葉は交互して見える）

それよりも興味があるのが *Palaeostigma* の場合である。この属は Seward が 1932 年に *Haplostigma* を設立した時に、*H. irregulare* (Schwartz) Seward だと同定されてしまった南アフリカ産の標本を再検討し、本来の *Haplostigma* から独立させて Kräusel と Dolianiti が 1957 に作った属であって、*Palaeostigma Sewardi* Kräusel et Dolianiti の 1 種から成る。生殖器官も内部構造も葉もわかっていなくて、のっぺら棒の莖の外側だけが知られているに過ぎない。その点では不完全な化石といえる。今のところブラジルと南アフリカの泥盆紀から発見されただけだが、莖に特徴がある。太さ 1-2 cm の莖の表面には 2 通りの突起とも凹所ともいえるものが一見不規則に並んでいる。Seward は記載する時に次のように解釈をした。即ち内部の組織は全く腐朽し去った枝のクチクラ層だけが残ったもので、押し潰されているから、突起はその皮を外側から見た場合であり、凹みは反対側の皮をしかも内側から見た場合であるとした。恐らく針状のまだ葉とはいえない附属物が落ち去った跡に相違なく、明らかに植物と扱った。一方 Kräusel と Dolianiti とが独立させた時には動物起原のものかとも疑っている。Plumstead は今回これを再検討するに当り、数個のより見事な標本を加えて考察し、Seward のいう莖のクチクラの表裏と判断したが、一見輪状ともみえるが結局不規則な葉序であると述べ、ところどころ突起のあるものではその一部に放射状の構造がみられる点を取り挙げて、これらの隆起と凹所とをむかごの種々の段階とみる見解をとっている。これはまことに奇異に見えるが、Pant (1962) が *Rhynia Gwynne-vaughni* のやや球状の突起物を持った莖は、他の種と同定されているある種の *Rhynia* の配偶体に当り、突起物は離層が発達しているのでむかごとして行動するとした（この説の最大根拠はマツバランの配偶体にも立派に管束ができる事実である）見解に強く惹かれてとられたものようである。

ところで私はこれらを次のように考えたい。

- 1) Seward のいうクチクラが残った莖ということには賛成である。
- 2) 但し Seward のように外と内とが見えるとは考えられない。それは突起した

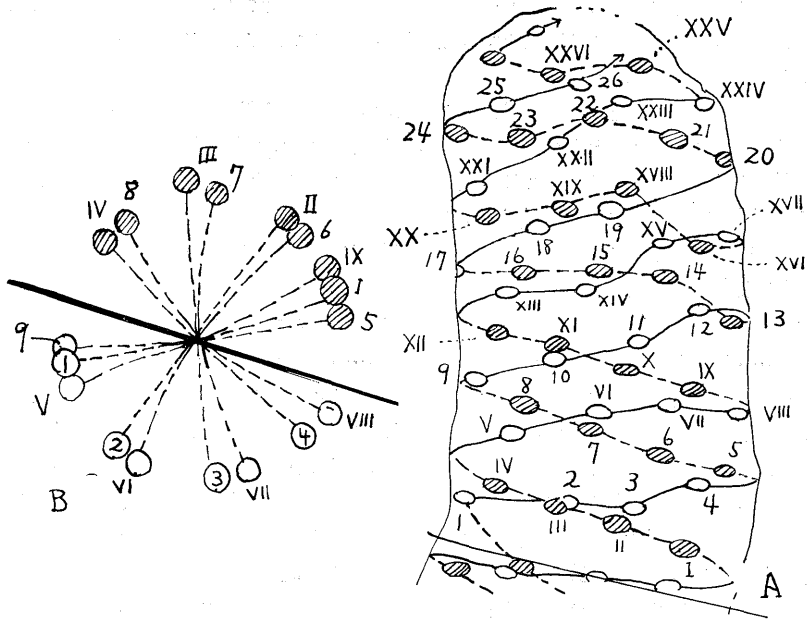


Fig. 1. *Palaeostigma Sewardi* の標本上の葉の排列を明瞭にした図。Plumstead の報告 pl. V, f. 1 に番号と線を書き入れてある (A)。白丸は凹入の所、斜線は隆起のところ、実線は前者を結び、破線は後者を結んである。この二通りの線は一つ置きにうまくつながることを示す。(B) は A 図の下部に引いた線 (軸に直交すると考えられる線) に投影したもので凹入の 1 と隆起の I, 2 と II, 3 と III という風に対生しておりほぼ 45° 度内外の開度でこのセットが茎上を廻って 1 の上方に 9 がくることを示す。白丸は凹入でこちら即ち表側、斜線は向う即ち裏側の葉の落痕である。A は Plumstead の写真よりわずかにちぢめてあり、原標本の 3 倍弱に拡大されている。Spiro-scalate phyllotaxis of opposite leaves on the stem of *Palaeostigma Sewardi*, drawn from Plumstead's photograph and modified with blank circles (hollow scar in the specimen) and hatched circles (raised lumps). Solid lines and broken lines are also added. B shows the horizontal plane of this phyllotaxis, with average divergence angle in 45° .

部分は多くは境界が不明瞭なゆるい隆起であるのに対して、凹入部は比較的是っきりとした線でかこまれ、ときに放射状ともいえる大きな点状の小凹凸を伴う (上記で Plumstead がむかごとというもの)。莖としてみると、二枚のクチクラが重なってしまい、こちら側の落ち痕は外側から直接見えているが(後者)、向う側の落ち痕は内方へ凹むから逆に内方からみて突起する形をとるが、その上へこちら側のクチクラがかぶさるので、突起はこちら側のクチクラのペールをとおしてなだらかな隆起に見えると考えざるをえないからである (前者)。

3) 次に莖に不規則に散在する落ち痕を同一形式の物同志をなるべく近いものから軽い斜めの方向に結んでみると、そこに奇妙な相反する二つの走向斜線が得られる (図 1 中の実線と破線)。

4) よく注意するとこの走向斜線上で最も遠く莖の辺縁に来る落ち痕は、正に凹入のものと隆起のものとがよく莖面上でほぼ等しい高さについていることがわかる(図 1 中の 1 と I, 9 と IX など)。

5) 凹入したものをつらねた斜線(たとえば 1 を通る実線)は次第に莖面を昇って莖の反対側に達すると、その附近に必ず隆起したものをつらねた斜線(図中の 5 を通る破線)の出発点とみなされるところ(今の場合 5 を指す)と重なってくる。即ち凹入の実線と隆起の破線とは莖の半周毎につづいてくる。

6) これらをさらにつなぐと、表、裏とぐるぐる廻りながら同一方向に少しへだたって並んだ 2 本の螺旋になる。

7) これに図に示したように落ち痕に番号をふってみる。凹入の方にアラビア数字 1, 2, 3……を、隆起の方にローマ数字 I, II, III……をうまく対比できるように配置してみると、驚くほど見事に対比が成立する。即ち同じ値の数字同志が莖の両側、或は向うとこちらという風にセットになる。多少のズレはある。これは化石化の際のねじれもあるうし、対生の不完全さもありうるが対生した葉序であることを示すとみてよい。

8) しかもこの対生は順にたどると 9 番目で 1 番目を含む縦線上のすぐ上の位置に来るので、これは対生の葉が 9 対目にもとへもどること、いいかえれば対生葉序が 45 度内外の開度をみせつつ螺旋階段状をしていることになる。

こうして解き得た事実は、*Palaeostigma* の葉序は既述の葉序進化の段階の第三段階をさらにのりこえて輪生の葉数の減少が起り、その局限としての対生にまで到達していることを示す。さらにときに放射状の痕を示す点は、不十分ながら葉への管束の切口であると考えられるので、この点とも合せて、*Palaeostigma* を *Psilophyta* 中からうつして *Lycopsidea* 中に、しかも *Drepanophycus* などよりもさらに一層形態的に進んだものとして認めるべきであろう。さらにこの種の葉は葉類としては恐らく S 類葉であろうから、多くの *Lycopsidea* 中で、S 類葉の対生の中間にもしも枝的器官が入り込んで一つの有機的配置を獲得するならば、これは F 類葉への発展を内蔵する祖先型である資格があり、私のいう *Stelopsida* 中から *Cordaites* を経て被子植物への道を辿ったものの大祖先である可能性さえ生れてくるのである。

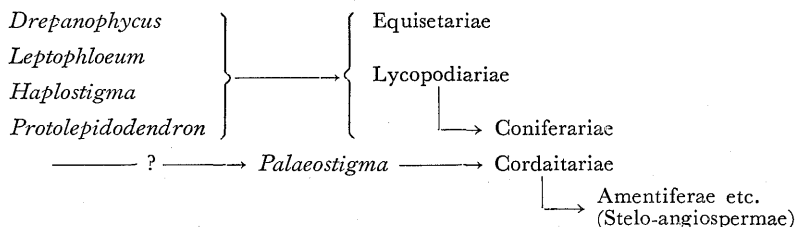
これを要約すると下のような系統が考えられよう。

1) 南アフリカ泥盆紀の *Drepanophycus*, *Leptophloeum*, *Haplostigma*, *Protolpidodendron* はいずれも S 類葉を持ち、葉序進化上の第三段階たる輪生で螺旋階段葉序をとっている。

2) 同じ地層の *Palaeostigma* はすでに輪生の域を脱して、対生葉序で 45 度内外の開度の螺旋階段葉序の域に入っている。

3) 上の事実と葉の落ち跡の放射状小突起を葉への管束の断面と考察して、*Palaeostigma* はむしろ *Lycopsidea* に属するとすべきである。

- 4) 著者の見解ではこれらはみな Stelopsida である。
- 5) *Palaeostigma* の対生は, F 葉類の枝性器官の導入を来たしさえすれば Cordaitales などへの進化の可能性があり, それを含めて, 被子植物 (茎状葉被子植物) へのきわめて古い出発点とさえ考えられる。



Résumé

Palaeostigma Kräusel et Dolianiti was described from the Devonian strata in Brazil and also from the Cape System of South Africa. Formerly it had been treated by Seward (1932) under the genus *Haplostigma*; this interpretation was that the surface was the cuticle of a stem of which all other tissue had decayed, so that the raised lumps were on the surface and seen from the outside, while the hollow scars, viewed from the inside of the stem were disposed on the counter surface.

Recently Plumstead has reexamined the type specimen and some other additional specimens preserved rather better than the type and favoured Seward's interpretation on the architecture of the stem, but inclined to accept the scars as the gemma or bulbils instead of any other projection.

Having still no chance to examine the specimens by myself, but judging from the excellent photographs prepared in the paper by Plumstead, I came to the different conclusions, as follows:

1) Seward's interpretation on the orientation of the cuticle layers is acceptable in its broad sense, but my opinion is different in that the hollow scars are situated on the upper surface itself while the raised lumps must be the cast of the hollow scars seen from the inside of the stem, being screened through the another layer of the cuticles.

2) The scar can be interpreted presumably as the scar of S-class leaf. The radiate structure often seen in the center of the scars is the reminiscence of a leaf trace or traces.

3) The arrangement of the lumps and scars can be traced naturally as shown

in the figure, being the two lines of helics in parallel.

4) Spanning these two lines which wind helically upwards the stem, each set of two leaves, represented by a hollow scar and a raised lump (for example, 1 and I, 2 and II, and so on) in fig. 1 combining each two in opposite directions, is the member of the spiro-scalate phyllotaxis which is the transitional stage in the evolution of phyllotaxis.

5) *Palaeostigma* has opposite leaves arranged in the spiro-scalate type with the averaged divergence angle in 45° .

6) The other genera discovered from the Devonian Cape System i.e. *Drepanophycus*, *Leptophloeum*, *Haplostigma* and *Protorepidodendron*, all have the phyllotaxis in alternate verticillate type. Comparing to these genera, *Palaeostigma* seems to evolve further to such a degree as in the spiro-scalate phyllotaxis of opposite leaves.

7) Judging from the phyllotaxis type and the presumable scar of leaf trace it is better to transfer the genus *Palaeostigma* to Lycopsidea from Psilophyta.

8) If we insert a branch belonging to F-class, between these two members of any set of leaves we may obtain SFS combination of a combined system of leaf and branch which we are familiar in *Cordaites*.

Literature

- 1) Maekawa, F. A new attempt in phylogenetic classification of plant kingdom. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III 7 (14): 543-569 (1960)—2) Plumstead, Edna P. A general review of the Devonian fossil plants found in the Cape System of South Africa. Palaeontol. Africana 10: 1-83 (1967)

□訂正 本誌42巻 p. 311 7行目「が, 台湾……」から11行目「大切に扱われたという」まで5行にわたって削除。メキシコの松田英二氏, 沖縄の天野鉄夫氏, 大阪の藤田安二氏から, 削除した部分の田代氏は田代安定氏であり, 田代善太郎氏には関係がない由の御注意があった。本文にも書いたようにこの部分は大井次三郎氏との電話で聞いた話を挿入したもので, 大井氏自身もその時一寸思い違いをしていられた由である。小生の不注意をお詫びします。同 p. 310 下から13行目「中頭郡」を「国頭郡」とする。これも天野氏の御指摘による。

(津山 尚)